SYMPOSIA, VI Jornadas Argentinas de Zoología, 1981: 51–56

VICARIANCIA Y DISPERSION EN BIOGEOGRAFIA

Raymond F. Laurent
INSTITUTO MIGUEL LILLO

La controversia que está haciendo estragos desde hace 20 años, entre las tres escuelas de sistemática (sintética o evolucionista, feneticista o numérica y cladista o filogenética), se extendió a la biogeografía, limitándose sin embargo a una querella entre los llamados evolucionistas y los filogenetistas. Fundamentalmente el conflicto opone una escuela darwiniana, que hace hincapié sobre la dispersión y la escuela de Brundin y Croizat, discípulos de Hennig, que considera la vicariancia como la clave de la biogeografía.

Se dice que del choque de las ideas surge la luz. Pero aquí los choques me parecen demasiados violentos, por lo menos de parte de los partidarios de la vicariancia, que se pierden a menudo, en un laberinto de consideraciones ociosas, discusiones bizantinas, amenizadas con casi invectivas, comentarios irónicos y desatentos, que no inspiran mucha confianza.

La teoría dispersalista que se remonta a Darwin y Wallace, se solidificó en una concepción bastante arbitraria, hay que reconocerlo, apoyada por mucho tiempo por los geólogos. Según ella: 1) los océanos y continentes cambiaron muy poco, excepto por algunos puentes transitorios como el istmo de Panamá o el istmo de Bering, hoy en día sumergido; 2) los seres vivos se originaron en la zona holártica (Matthew) o en Asia tropical (Darlington), e invadieron, en oleadas sucesivas toda la zona holártica y después los continentes australes. Como consecuencia, los grupos primitivos, empujados por los más avanzados, se amontonaron en las regiones meridionales (Patagonia, Africa del Sur, Australia, Nueva Zelandia) antes de extinguirse. Muchos autores defendieron esta idea entre 1910 y 1960, especialmente Simpson, Mayr, Millot en Francia y, entre los herpetólogos, Schmidt, Noble y Dunn.

En cambio, otros autores sostuvieron que los que se movieron fueron los continentes, no los seres vivos, aún los animales. Esta teoría de la deriva de los continentes, debida a Wegener, fue apoyada por algunos como du Toit en Africa del Sur y Jeannel en Francia, pero generalmente negada hasta el descubrimiento de la tectónica de las placas. Desde entonces los dispersalistas fueron quienes quedaron a la defensiva y algunos movilistas, como Brundin y Croizat, hicieron todo lo posible por desprestigiar a sus oponentes, a pesar de la reputación bien establecida y bien merecida de aquellos.

Sin embargo, los dispersalistas tenía buenas excusas. Difícilmente po-

dían no hacer caso de la opinión de los geólogos de su tiempo. También la distribución de los grupos de expansión reciente como Aves y Mamíferos se prestaba bastante bien para una interpretación tradicional por la razón simple que su desarrollo (por lo menos en los grupos sobrevivientes) se realizó, en su mayor parte, después de la dislocación del continente de Gondwana. Además, los grandes continentes del norte —especialmente la masa asiática— podían pasar por una fuente de excelencia, en la cual la selección natural alcanzaba los resultados mejores por actuar sobre poblaciones más numerosas y presumiblemente más diversas. En fin, se puede decir que Darlington se sintió especialmente desdichado por haber escrito su tratado de Zoogeografía poco antes del renacimiento de la deriva de los continentes. Sea lo que sea, los dispersalistas se equivocaron, lo que según se dice, es humano y como sus oponentes tampoco son superhombres, hay que esperar que también se equivocarán. De hecho ya lo hicieron varias veces.

Es cierto que los dispersalistas no dieron bastante importancia a la vicariancia, aunque en general la reconocían implícitamente, y a menudo identificaron centros de origen sin fundamentos serios. Por ejemplo, el descubrimiento del Pitecantropo en Java hizo pensar que la cuna de la humanidad era Asia tropical y después los Australopitecos obligaron a transferirla a Africa del Sur. Del mismo modo, el descubrimiento de un antepasado de los Anuros en el Triásico de Madagascar no prueba que nacieron allá, pero sí que el grupo ancestral existía entonces allá y nada más.

Pero porque tales conclusiones sean apresuradas, no se puede deducir que no hay centros de origen y tampoco dispersión. En verdad, los cladistas no lo niegan, admiten que hay dispersión ya que la existencia de especies simpátridas lo demuestra. En realidad hay más: las especies simpátridas son tan numerosas en casi todas las localidades que se debe considerar la dispersión como un factor de suma importancia, por mucho que desagrade a los cladistas. Por lo tanto, me parece muy equivocado de su parte el restarle todo peso. Es verdad que para ellos se trataría más bien de una prioridad metodológica y eso sí me parece muy acertado.

En efecto, en la filosofía de las ciencias muy de moda actualmente, la de Popper, solamente son científicas las hipótesis que se pueden refutar. Las hipótesis dispersalistas quedan indefinidamente abiertas por que suponen procesos estocásticos y, por lo tanto, se prestan muy mal a tales averiguaciones. Las hipótesis de vicariancia, en cambio, son eminentemente suceptibles de refutación, si se prueba que son incompatibles con los hechos geológicos, climáticos y geográficos (Rosen, 1978). Por eso conviene, primero, buscar las explicaciones que se basan en la vicariancia y solamente después ver si hubo también migraciones. A menudo grupos similares y generalmente confundidos se han desarrollado separadamente en continentes distintos. Así, las ranas arborícolas pasaron hace más de un siglo por un solo grupo pues, los herpetólogos se dieron cuenta que las formas americanas, australianas y hoiárticas eran arcíferas mientras que las del Viejo Mundo son firmisternas, diferencia fundamental. Más tarde, buscando antecesores in situ más que postulando migraciones, he podido demostrar por la osteología que las ranas arborícolas asiáticas (Rhacophorinae) tenían otro origen que las africanas (Hyperoliinae) y que los dos linajes ya estaban separados en los antecesores terrestres y acuáticos (Laurent, 1951). Parece también muy probable que una situación similar exista entre las rubetas sudamericanas (Hylidae) y las australianas (Pelodryadidae) (Laurent, 1975). Tales conclusiones y/o hipótesis fueron bien acogidas por los cladistas como también la idea de que los Anuros superiores se dividen en una superfamilia arcífera Bufonoidea que nació en el Gondwana sudoccidental (América del Sur, Antártida, Australia) y una superfamilia firmisterna Ranoidea que nació en el Gondwana oriental (Africa, Madagascar, balsa índica).

Rosen (1978) hizo cladogramas zoogeográficos basados en varios hechos y/o teorías geológicas. Se puede poner a prueba su congruencia con distribuciones actuales y pasadas (conocidas o presuntas). Por ejemplo, representó la fragmentación de la Pangea por las dicotomías siguientes: Laurasia/Gondwana (180 m.a. a fines del Triásico), Afroindia/"guirnalda", de América del Sur hasta Nueva Zelandia y Australia vía Antártida (85 m.a.), Nueva Zelandia/resto de la guirnalda suroccidental (80 m.a.), Australia con Antártida oriental/Sudamérica con Antártida occidental (± 70 m.a.), India/Africa (65 m.a.).

Según las hipótesis de Estes y Reig (1973), los Anuros primitivos se dividen en familias septentrionales y familias meridionales: Discoglossidae/Leiopelmatide, Paleobatrachidae (hoy extinguidos)/Pipidae, Pelobatidae/Leptodactyloidos primitivos. Aparentemente se trata de vicariancias entre la Laurasia y el Gondwana, pero no se conoce ningún Anuro anterior a su separación, salvo un proanuro del Triásico de Madagascar. Se puede suponer que las cuatro primeras familias (Discoglossidae, Leiopelmatidae, Paleobatrachidae y Pipidae) conocidas del Jurásico ya existían a fines del Triásico o que, cuando el mar de Tethys separaba los dos macrocontinentes era aún estrecho y tal vez esparcido de islas, hubo todavía intercambios. En cuanto a la tercera disyunción (Pelobatidae/Neobatrachia) una migración por el puente de Gibraltar durante el Calloviano (Jurásico superior) como lo sugirió Lynch (1971) es perfectamente verosímil. La segunda dicotomía entre Afro—India y el continente Australoamericano separó el conjunto firmisterno (Ranoidea y Microhyloidea), del conjunto arcífero superior (Bufonoidea, incluyendo Myobatrachidae que ya existían en el Gondwana y sobrevivieron en Africa del Sur —heleophryninae— Leptodactylidae y sus derivados). La separación de Nueva Zelandia parece muy tardía para las aparentes vicariancias herpetológicas que su fauna indica: *Leiopelma* contra todos los otros Anuros, *Sphenodon* contra los Escamados; pero se trata obviamente de supervivientes y por lo tanto de una falsa vicariancia. El corte entre Australia y América del Sur corresponde satisfactoriamente a la separación de los Myobatrachidae modernos con sus presuntos derivados arborícolas, los Pelodryadidae y los Leptodactylidae, sensu stricto, con sus múltiples derivados (Bufonidae, Hylidae, etc.) En fin, la bipartición entre India (con Madagascar) y Africa, debe corresponder a una vicariancia primordial entre Microhyloidea y Ranoidea.

Tal modelo es esencialmente vicariante y, aparte del caso aberrante

de Nueva Zelandia, representa bien los acontecimientos principales, pero no lo explica todo, si excluye la dispersión. Así los Bufonidae nacidos en América del Sur invadieron Africa y después el resto del mundo, salvo Madagascar y la región Australiana, mientras que los Ranidae, partiendo de Africa, también invadieron el mundo pero por una vía muy distinta, parándose solamente en el norte de América del Sur y de Australia. Muy temprano ya invadieron la "Lemuria" a menos que ya existiera allá un grupo de Ránidos primitivos desarrolado in situ. También la fauna de lagartos de Nueva Zelandia parece haber venido de Australia y Polinesia después de su aislamiento y se podría así multiplicar los ejemplos.

Desdeñar la dispersión es completamente absurdo por varias razones. Primero, los animales no quedan inmóviles, se mueven, migran. Además, considerar solamente la vicariancia implica que todas las especies son inicialmente cosmopolitas o por lo menos tienen desde su aparición distribuciones amplísimas a escala continental y que su área se fragmenta por diferenciación de subespecies y después de especies. Esta fase es evidentemente muy común pero antes de llegar a tan amplia distribución, las especies tienen una más restringida, y hay razones para creer que precisamente las especies nacen más a menudo y se diferencian mejor en poblaciones pequeñas, localizadas y de evolución rápida por su leve inercia, lo que justifica muy bien el concepto de centro de origen, tan burlado por los cladistas. Otra cosa es, por supuesto, ubicar tales centros como ya lo dijimos. Puede hacérselo unicamente para grupos recientes y de distribución todavía pequeña (ej. Phyllobatidae) y/o con datos paleontológicos abundantes (ej. caballos).

A este respecto las críticas de Croizat, Brundin y otros cladistas se justifican en principio, pero en muchos casos hubo exageraciones absurdas.

Por ejemplo en lo que se refiere al poblamiento de nuestro continente, la teoría clásica sostiene que a la fauna original de Marsupiales, Desdentados y Notoungulados, se agregaron invasiones precarias y transmarítimas de origen septentrional (Procyonidae, Caviomorfos y Monos) en el transcurso del Terciario y finalmente una invasión masiva del mismo origen después de la formación del istmo de Panamá. Parecía el único modelo posible cuando se creía en la permanencia de los continentes y océanos. Wood (1950), Simpson (1965), Patterson y Pascual (1968) defendieron este concepto que todavía se encuentra en la Paleontology of Vertebrates de Romer (1966). Sin embargo, Lavocat (1974) y Hoffstetter (1972) sostuvieron que los Caviomorfos derivaron de los Histricomorfos africanos y los Platirrhinos de simios africanos primitivos del oligoceno. En un artículo reciente, Croizat (1979, Syst. Zool. *28*: 250), criticando un libro de Bâñârescu y Boscaiu, va mucho más lejos y postula que los Protoroedores existían en el continente africano–brasileño antes de la formación del Océano Atlántico, es decir en una época muchísimo anterior a la aparición de los primeros Roedores conocidos (fines del Eoceno superior en América del Norte y Oligoceno inferior en Africa y América del Sur), como Wood lo hizo notar en un número ulterior de Systematic Zoology (*29*,1, p. 96). Imaginar monos en el Cretácico inferior o el Jurásico es más inverosímil todavía.

Tales afirmaciones son tanto más [illegible] cia entre Roedores y Primates etiópicos y neotropicales no exige, por supuesto, su existencia en el Gondwana occidental antes de su dislocación. Queda perfectamente compatible con una migración transatlántica en islas flotantes al principio del Terciario, cuando el Atlántico era todavía muy estrecho. Quizás una dispersión tan modesta, fácil y probable ya era demasiado para Croizat que se vió en la obligación de hacer retroceder el origen de los Roedores (y por implicación de los Primates y de los Euterios en general) de 30 a 40 millones de años.

En el mismo artículo, Croizat fustiga a Mayr y sus discípulos por creer que existen islas oceánicas, y especialmente el archipiélago de Hawai, subrayando que se descubrió allá una fauna fósil de aves tan extraordinaria (Olson, 1976) que, evidentemente, su caracter oceánico no puede sostenerse más. Eso parece también descabellado ya que las extravagancias son precisamente lo que se debe esperar de poblaciones pequeñas como las que descienden de colonizadores escasos. No se dijo en qué sentido estas aves son tan extrañas, pero si entre otras particularidades algunas perdieron el vuelo, es justamente lo que se observa en muchos pájaros insulares.

En resumen, se puede concluir que la zoogeografía de las vicariancias tiene una base muy constructiva y si hay buenas razones para probar tales explicaciones, se debe completar después las reconstrucciones paleogeográficas por hipótesis dispersalistas, porque vicariancia y dispersión son fases sucesivas y alternativas de un mismo proceso y no se puede descartar ninguna de las dos.

Bibliografía

Brundin, L. *1966 – Transantarctic relationships and their significance. K.Sven. Vetenskapsakad. Handl., (4) 11(1): 1–472.*

Croizat, L. *1964 – Space, time, form: The biological synthesis. Publicado por el autor. Caracas, 881 pp.*

Croizat, L. *1979 - Crítica de Bânârescu P. y N. Boşcaiu. 1978 Biogeographie: Fauna und Flora der Erde und Ihre geschichtliche Entwicklung. Syst. Zool. 28: 250–252.*

Darlington, P.J. Jr. *1957 – Zoogeography: the geographical distribution of animals. John Wiley and sons. New York, 675 pp.*

Dunn, E.R. *1923 – The geographical distribution of the Amphibians. Amer. Natur., 57: 129–136.*

Estes, R. y O.A. Reig. *1973 – The early fossil record of frogs: a review of the evidence: 11–63, in VIAL, J.L. (ed.). Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems. Univ. Missouri Press, Columbia, 470 pp.*

Hoffstetter, R. *1972 – Relationships, origin and history of the ceboid monkeys and caviomorph rodents. Evol. Biol., 6: 323–348.*

Laurent, R.F. *1951 – Sur la nécessité de supprimer la famille des Rhacophoridae mais de créer celle des Hyperoliidae. Rev. Zool. Bot. Afr., 45: 116–122.*

Laurent, R.F. *1975 – La distribution des amphibiens et les translations continentals. Men. Mus. Nat. Hist. nat., Nouv. Sér. A, 88: 176–191.*

Laurent, R.F. *1979 – Herpetofaunal relation ships between Africa and South America:*

55–71, in DUELLMAN, W.E. (ed.) The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Monogr. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas 7.

Laurent, R.F. *1980 – La Géonémie des Anoures. C.R. Soc. Biogéogr., 492: 81–86.*

Lavocat, R. *1974 – What is an hystricomorph rodent? Symp. Zool. Soc. London, 34: 7–20.*

Lynch, J.D. *1971 – Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactylid frogs. Univ. Kansas. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ., 53: 1–138.*

Matthew, W.D. *1915 – Climate and Evolution. Amer. New York Acad. Sci. 24: 171 – 318.*

Olson, S.L. *1976 – Alexander Wetmore and the study of fossil birds. Smiths. Contr. Paleobiology, 27: I – XI.*

Patterson, B. y R. Pascual *1968 – The Fossil mammal fauna of South America. Q. Rev. Biol., 43: 409–451.*

Romer, A.S. *1966 – Vertebrate Paleontology, 3rd. ed. Univ. Chicago Press, Chicago, 772 pp.*

Rosen, D.E. *1978 – Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. Syst. Zool., 27: 159–188.*

Simpson, G.G. *1965 – The geography of evolution. Chelton, Philadelphia, 249 pp.*

Wood, A.E. *1950 – Porcupines, paleogeography and parallelism. Evolution, 4: 87–98.*

Wood, A.E. *1980 – The earliest South American Rodents: a comment. Syst. Zool., 24: 96.*